Von Zellen und Kontinenten — die Evolution der Flußkrebse (Decapoda, Astacida)

G. Scholtz

Abstract

On Cells and Continents – the Evolution of Freshwater Crayfishes (Decapoda, Astacida).

In this review the problems of monophyly and phylogenetics of freshwater crayfishes (Astacida) are treated. There is good evidence that the Astacida is a monophyletic taxon. Within the Astacida two large monophyletic groups are sister taxa, the Northern Hemisphere Astacoidea and the Southern Hemisphere Parastacoidea. The Astacoidea contain the monophyletic Cambaridae and the "Astacidae". The monophyly of the latter group is uncertain. In the framework of astacid phylogenetic systematics the problem of the invasion into freshwater is discussed. It is concluded that the stem species of recent freshwater crayfishes already lived in freshwater. Colonisation of freshwater must have occurred during the Triassic when all continents formed the supercontinent Pangaea. With the breakup of Pangaea, Astacoidea and Parastacoidea evolved. Some open questions concerning freshwater crayfish zoogeography are discussed.

Stapfia 58,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 137 (1998), 205-212

Einleitung – Fragen zur Flußkrebsevolution

Die heutigen Flußkrebse (Astacida) sind Süßwasserbewohner. Einzelne Arten tolerieren zwar höhere Salinitäten, aber in keinem Falle werden marine Habitate besiedelt. Flußkrebse sind weltweit verbreitet (Abb. 1). Die einzigen größeren Regionen, in denen keine Flußkrebse vorkommen, sind das afrikanische Festland, der indische Subkontinent, die Antarktis und die nördlichen Bereiche Zentralasiens. Traditionellerweise werden zwei große Gruppen innerhalb der Astacida unterschieden, die Astacoidea und die Parastacoidea (HOBBS 1974). Die Astacoidea leben auf der Nordhalbkugel. Man unterscheidet die Astacidae (Europa, westliches Nordamerika) und die Cambaridae (Nord- und Mittelamerika, Südostasien). Während die Astacidae nur wenige Arten umfassen, sind bei den Cambaridae Amerikas über 200 Arten beschrieben. Die Parastacoidea sind ausschließlich auf die Südhemisphäre (Südamerika, Madagaskar, Australien, Neu Guinea, Neuseeland) beschränkt und zeigen ihren größten Artenreichtum und ihre größte ökologische Vielfalt in Australien. Bei der Betrachtung der Evolution der Flußkrebse stellen sich drei zentrale Fragen, die seit der ersten umfassenden Betrachtung der Flußkrebsbiologie durch HUXLEY (1880) kontrovers diskutiert werden.

- Haben die heutigen Astacida einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung?
- Bilden die beschriebenen Subtaxa monophyletische Gruppen und wenn ja, wie stehen diese verwandtschaftlich zueinander?
- Wie oft sind die Flußkrebse in Süßwasserhabitate vorgedrungen?

Darüber hinaus ergeben sich aus der Zoogeographie der rezenten Flußkrebse einige Probleme, wie das Fehlen in Regionen, in denen Flußkrebse auf Grund der Gegebenheiten vorkommen könnten. Der Versuch der Beantwortung dieser Fragen kann nur auf der Basis der Methodik der phylogenetischen Systematik im Sinne von HENNIG (1950) erfolgen. Eine Analyse der Flußkrebsevolution nach diesen Prinzipien habe ich vor einigen Jahren vorgelegt (SCHOLTZ 1993, 1995a, b); dieser soll hier weitgehend gefolgt werden.



Abb. 1: Geographische Verbreitung der Flußkrebse. Astacidae: schwarz, Cambaridae: punktiert, Parastacidae: gestreift (aus SCHOLTZ 1995a).



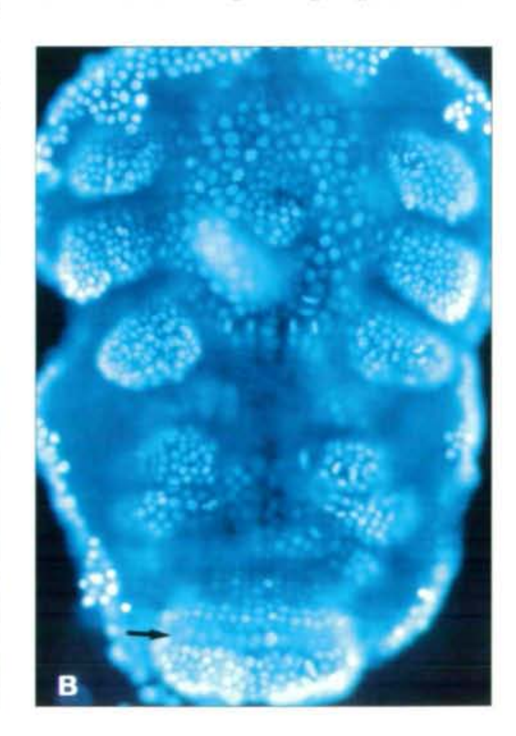


Abb. 2: Embryonalentwicklung von Flußkrebsen. A) Historische Wachsmodelle der frühen Entwicklung des Edelkrebses *Astacus astacus* (Zoologische Lehrsammlung des Instituts für Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin). B) Früher Embryo des australischen Flußkrebses *Cherax destructor*. Der Dotter wurde entfernt (Fluoreszenzfärbung der Zellkerne). Die Beinanlagen von den 1. Antennen bis zum 1. Thoracopoden sind sichtbar. Die großen Teloblasten der Wachstumszone sind am Hinterende der umgeklappten Schwanzpapille zu erkennen (Pfeil). Davor liegen die kleineren, regelmäßig angeordneten Tochterzellen der Teloblasten.



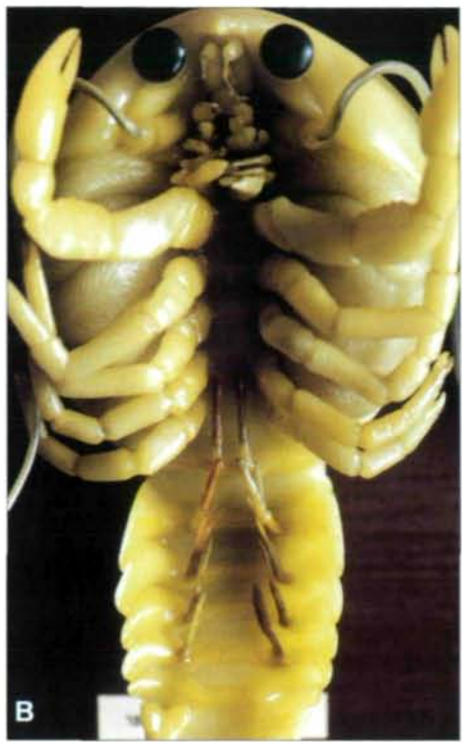


Abb. 3:
Das Schlüpfstadium von Flußkrebsen. A) Schlüpflinge (1. postembryonales Stadium) des Galizischen Sumpfkrebses *Astacus leptodactylus* an den Pleopoden des Muttertieres angeheftet. B) Historisches Wachsmodell des 1. postembryonalen Stadiums von *Astacus astacus* (Zoologische Lehrsammlung des Instituts für Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin). Fotos: G. SCHOLTZ.

Zellen zeigen – die Flußkrebse haben einen gemeinsamen Ursprung

Eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen (Apomorphien) begründet sehr gut die Monophylie der Flußkrebse. Es sind Merkmale aus der Embryonalentwicklung und Postembryonalentwicklung, der Fortpflanzungsbiologie und Brutfürsorge sowie der Morphologie der erwachsenen Tiere (SCHOLTZ 1995a). Auf einige dieser Merkmale soll hier eingegangen werden, da sie für die weitere Diskussion von Bedeutung sind. Eine Apomorphie aus dem Bereich der Embryonalentwicklung stellt die Abwandlung der Längenwachstumszone am Hinterende der Keime dar (Abb. 2). Bei den meisten Höheren Krebsen (Malacostraca), zu denen auch die Decapoden gehören, ist diese Wachstumszone durch spezielle Zellen charakterisiert. Diese sogenannten Teloblasten verursachen durch Abgabe kleinerer Zellen nach vorne das Längenwachstum des Keimes. Ursprünglich werden im äußeren Keimblatt genau 19 Teloblasten in Ringanordnung gebildet, und dies ist auch bei den meisten Decapoden der Fall. Bei den Flußkrebsen dagegen findet man eine auf ca. 40 erhöhte, individuell variierende Anzahl von Teloblasten (Abb. 2). Weitere Apomorphien sind die direkte Entwicklung und die Ausbildung eines Telsonfadens (Abb. 2-4). Wenn Flußkrebse aus dem Ei schlüpfen, sehen sie weitgehend wie kleine Erwachsene aus. Lediglich der Schwanzfächer ist nicht vollständig ausgebildet, da die Uropoden fehlen, ebenso gibt es noch keine ersten Pleopoden, die Augen sind noch nicht gestielt und der Körper ist noch etwas runder und enthält Dotter (Abb. 3).

Alle sonst von Decapoden bekannten Larvalstadien (Nauplius, Zoea) fehlen. Nach der zweiten postembryonalen Häutung entfalten sich die Uropoden und der Schwanzfächer ist voll ausgebildet. Dieses Entwicklungsmuster gibt es so nur bei Flußkrebsen. Für eine kurze Zeit nach dem Schlüpfen sind die Jungtiere mit einem Telsonfaden über die Eihülle mit den Pleopoden der Mutter fest verbunden. Dieser Telsonfaden wird von der embryonalen Cuticula gebildet, die beim Schlüpfen gehäutet wird, die aber mit dem Telson des Jungtiers sowie der Eihülle in Verbindung bleibt (Abb. 4).

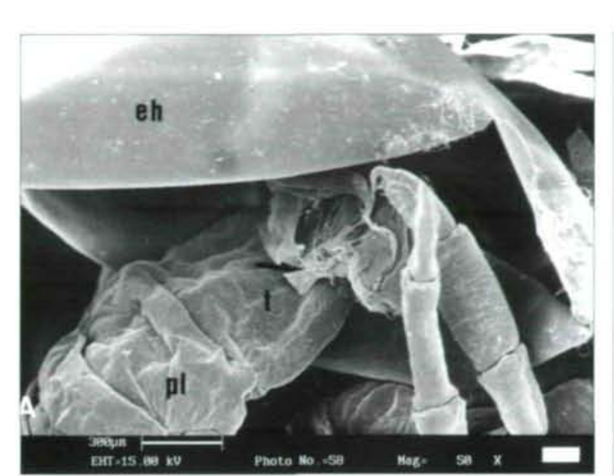
Auf diese Weise ist das noch immobile, hilflose Jungtier gegen Verdriftung geschützt. Einen Telsonfaden gibt es außerhalb der Flußkrebse bei keiner anderen Decapodengruppe.

Phylogenetische Systematik – die Verwandtschaftsbeziehungen der höheren Astacidentaxa

Die beiden ranghöchsten Taxa innerhalb der Flußkrebse lassen sich durch eine Reihe von apomorphen Merkmalen recht gut als monophyletische Einheiten begründen. Auf einige Merkmale soll hier für jede Gruppe eingegangen werden. Die Astacoidea weisen in ihren frühen postembryonalen Stadien rückwärtsgebogene Haken an den Scherenfüßen auf, mit denen sie sich an den Borsten der mütterlichen Pleopoden festheften können (Abb. 5). Ein weiteres Merkmal stellt die Umwandlung eines Teiles der hinteren Kiemen (Pleurobranchien) zu fadenartigen Gebilden dar.

Die Parastacoidea sind durch Hakenbildungen an den 4. und 5. Laufbeinen der frühen postembryonalen Stadien charakterisiert (Abb. 6). Der hintere Rand des Schwanzfächers ist wenig kalzifiziert und lappig weich. Ein weiteres Merkmal bildet das Fehlen des ersten Pleopodenpaares bei den adulten Tieren beiderlei Geschlechts (Abb. 7). Die Männchen haben dementsprechend keine zusammenwirkenden, spezialisierten 1. und 2. Pleopoden, die bei den Astacoidea und anderen Decapoden ursprünglich als Begattungsorgan (Petasma) fungieren (Abb. 7, 8).

Innerhalb der Astacoidea können die Cambaridae durch einige apomorphe Merkmale überzeugend als Monophylum begründet werden. Es sollen hier nur drei Merkmale erwähnt werden. Die Männchen weisen charakteristische Haken an den Ischia der Laufbeine auf, die offensichtlich bei der Kopulation zur Verankerung am Carapax der Weibchen dienen (Abb. 8). Die Weibchen besitzen eine spezifisch geformte Spermathek, den sogenannten annulus ventralis zwischen den letzten beiden Laufbeinpaaren (Abb. 9). Im Gegensatz dazu ist die gemeinsame Abstammung der „Astacidae" bisher mit keinem Merkmal begründbar. Es besteht der Verdacht, daß diese Gruppe nicht monophyletisch ist, sondern auf Grund ursprünglicher Merkmale und ihrer Gesamtähnlichkeit konstituiert wurde. Früher aufgeführte mögliche Apomorphien der "Astacidae" (ALBRECHT 1982, SCHOLTZ 1995a) stellen nach neueren Erkenntnissen ursprüngliche Merkmale dar, da sie auch bei der südostasiatischen Gattung *Cambaroides* vorkommen, die zu den Cambaridae gehört (SCHOLTZ & KAWAI 1998). Abbildung 10 faßt die Phylogenie der Astacida in Form eines Stammbaumes zusammen.



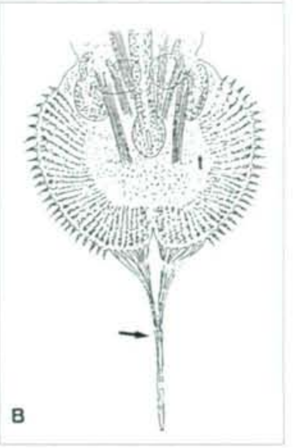


Abb. 4:
Der Telsonfaden. A) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Pleons (pl) des frühen 1. postembryonalen Stadiums des neuseeländischen Flußkrebses *Paranephrops zealandicus* mit der Verbindung von Telson (t) zum Muttertier mittels des Telsonfadens (Pfeil) und der Eihülle (eh). B) Telson (t) und Telsonfaden (Pfeil) des frühen 1. postembryonalen Stadiums von *Astacus astacus* (nach SKORIKOW & REDIKORZEW 1911).

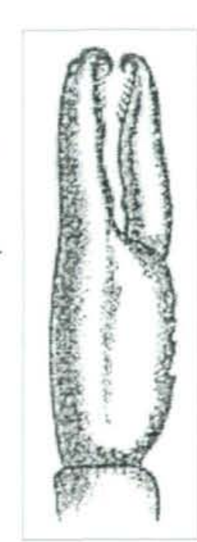


Abb. 5:
Apomorphien der Astacoidea. Die rückwärtsgebogenen Haken an den Spitzen der Scherenbeine des 1. postembryonalen Stadiums von *Astacus astacus* (nach HUXLEY 1880).

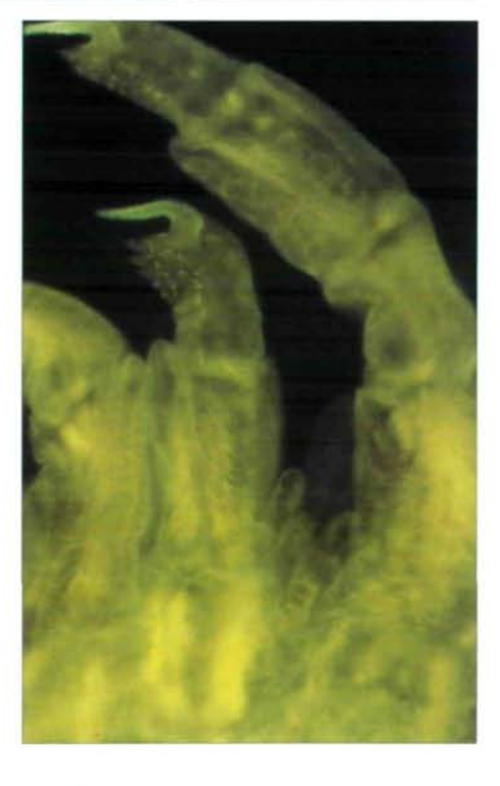


Abb. 6:
Apomorphien der Parastacoidea. Die Haken an den Spitzen der Laufbeine 4 und 5 von *Cherax destructor* (Fluoreszenzfärbung).

Einwanderung in das Süßwasser – die Rekonstruktion der Lebensweise der Stammart der Astacida

Die meisten decapoden Krebse leben im Meer, welches auch sicher den ursprünglichen



Lebensraum für diese Gruppe darstellt. Innerhalb verschiedener Decapodentaxa, neben den Flußkrebsen handelt es sich vor allem um Garnelen des Taxons Caridea, um Krabben (Brachyura) und um einige Vertreter der Anomala, wurde unabhängig und zu verschiedenen erdgeschichtlichen Zeiten der Schritt in Süßwasserhabitate vollzogen. Dementsprechend findet man auch unterschiedliche Grade der Anpassung an diesen Lebensraum. Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß die Vorfahren der heutigen Flußkrebse im Meer gelebt haben. Es bleibt aber die Frage, ob bereits die Stammart der rezenten Astacida im Süßwasser gelebt hat, oder ob die Ahnen der verschiedenen Flußkrebsgruppen mehrfach

Abb. 7:
Apomorphien der Parastacoidea. Das Fehlen des 1. Pleopodenpaares beim Männchen von *Cherax destructor* (Pfeil). Vergleiche Abb. 8, auf der das von den Pleopodenpaaren 1 und 2 gebildete Begattungsorgan (Petasma) zu erkennen ist.





Abb. 8:
Apomorphien der Cambaridae.
A) Die Haken an den Ischia (Pfeil) der Männchen von Cambariden am Beispiel von *Orconectes limosus*. Vergleiche mit Abb. 7.

B) *Orconectes limosus* bei der Kopulation. Das Männchen befindet sich in der oberen Position und hält mit seinen Scheren die Scheren des Weibchens.

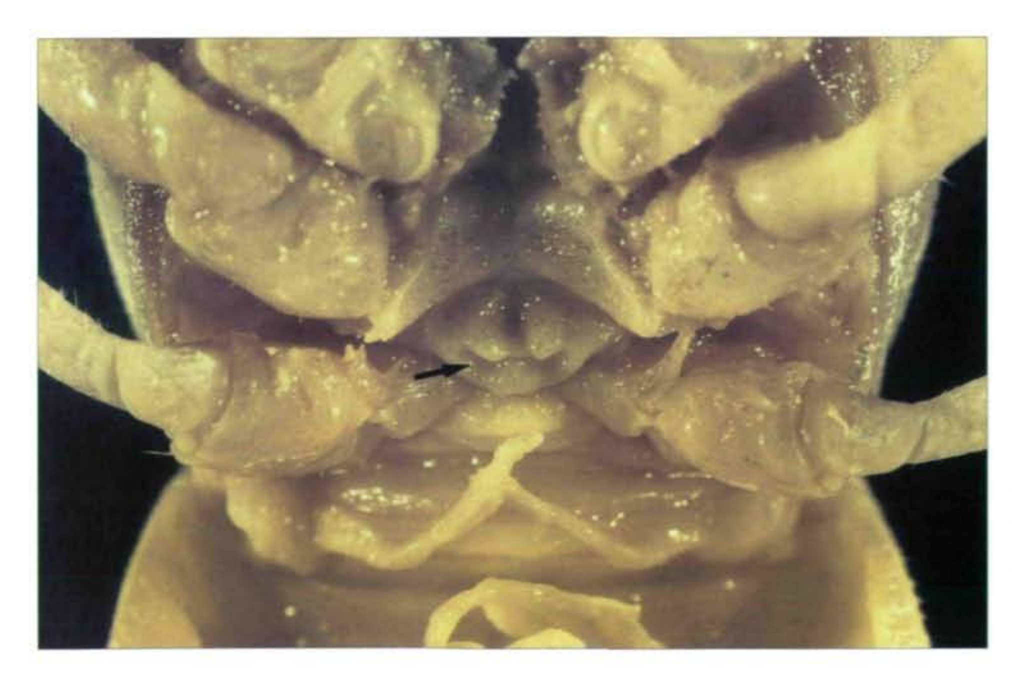


Abb. 9:
Apomorphien der Cambaridae. Der annulus ventralis des Weibchens von *Orconectes limosus* (Pfeil). Hier bringt das Männchen seine Spermatophore mit Hilfe seiner ersten beiden Pleopodenpaare ein.

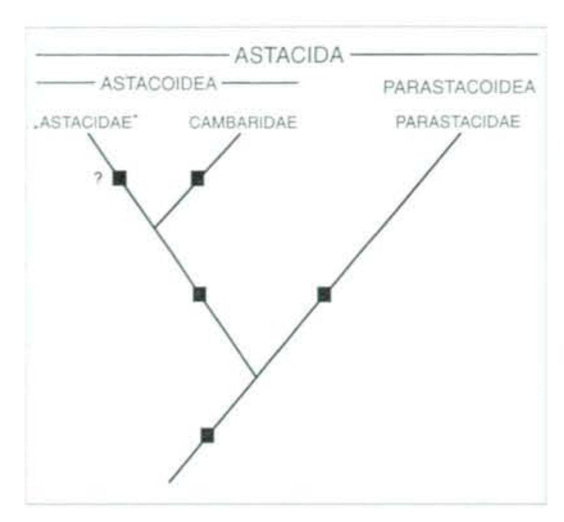


Abb. 10:
Entwurf des phylogenetischen Systems der Astacida. Die Apomorphien für die einzelnen Taxa sind dem Text zu entnehmen. Ob die „Astacidae" monophyletisch sind, ist unklar. Dies wird hier und im Text durch die Schreibweise in Anführungsstrichen angedeutet (verändert nach Scholtz 1995a).

unabhängig in Süßwasserhabitate vorgedrungen sind. Für letzteren Fall gibt es viele Denkmöglichkeiten, und manche Autoren hypothetisieren sogar eine mehrfache Einwanderung in das Süßwasser für die wenigen europäischen Astacidenarten (Bott 1950; Albrecht 1982; Starobogatov 1995). Die Fragen der Eroberung des Süßwassers als Lebensraum und der Monophylie oder Polyphylie der Flußkrebse wurden immer wieder vermischt. Darum sei an dieser Stelle noch einmal betont, daß die Rekonstruktion der Phylogenese ein Schritt ist, der unabhängig von der Behandlung des Problems der Süßwassereinwanderung erfolgt (Abb. 11). Die Analyse der evolutiven Änderungen der Lebensweise einer Tiergruppe kann allerdings erst auf der Basis der phylogenetischen Systematik erfolgen.

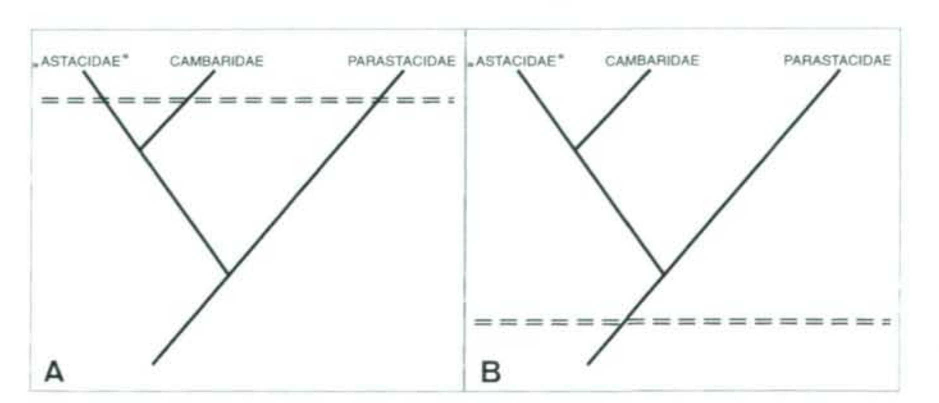
Das Problem, ob die Stammart aller heutigen Flußkrebse bereits ein Süßwasserbewohner war läßt sich lösen, wenn Apomorphien für die Astacida als Anpassungen an das Leben in Süßwasserhabitaten gedeutet werden können. Das ist der Fall bei dem Merkmalskomplex direkte Entwicklung und Brutfürsorge. Benthische Tiere, die einen Lebensraumwechsel vom Meer ins Süßwasser vollzogen haben, reduzieren in der Regel die freilebenden planktischen Larvenstadien und durchlaufen eine direkte Entwicklung mit dotterreichen Eiern (Abb. 2, 3). Dies hängt damit zusammen, daß die Süßwasserlebensräume entweder zu klein sind, als daß eine Verbreitung über Larven sinnvoll wäre, oder daß in Fließgewässern für die Larven die Gefahr der Verdriftung besteht. Neben den Flußkrebsen finden wir auch bei einigen anderen süßwasserbewohnenden Decapoden eine direkte Entwicklung. Wie oben beschrieben zeigen dabei die Flußkrebse einige Merkmale, die sie von den anderen Decapoden des Süßwassers unterscheiden. Dies betrifft die Extremitätenausstattung des Schlüpfstadiums und insbesondere den Telsonfaden. Der Merkmalskomplex aus direkter Entwicklung und Brutfürsorge ist nicht nur eine Apomorphie der Astacida, sondern stellt auch eine Anpassung an das Leben im Süßwasser dar. Das Vordringen in Süßwasserbereiche erfolgte wahrscheinlich über die schrittweise Einwanderung in Flüsse. Dabei stellt insbesondere ein Verdriftungsschutz für die Schlüpflinge eine wertvolle Anpassung dar. Es läßt sich aus dem oben gesagten die Schlußfolgerung ziehen, daß bereits die Stammart aller rezenten Flußkrebse im Süßwasser gelebt hat. Höchstwahrscheinlich handelte es sich dabei um Flußläufe. Die Annahme einer Einwanderung in Süßwasser bereits in der Ahnenlinie der heutigen Flußkrebse wird auch durch die Tatsache gestützt, daß sämtliche rezente Astacida im Süßwasser, bzw. Brackwasser leben.

Zoogeographie und Kontinentaldrift – die Entstehung der höheren Astacidengruppen

Die Rekonstruktion der Phylogenie und die Schlußfolgerungen zur Lebensweise der Stammart erlauben im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung der heutigen Flußkrebse, bzw. ihrer höheren Taxa Aussagen zur historischen Zoogeographie der Astacida. Eine Voraussetzung für die folgenden Überlegungen ist die von Alfred Wegener entdeckte Kontinentaldrift.

Die weltweite Verbreitung der rezenten Flußkrebse auf der Basis ihrer Monophylie und der Annahme einer süßwasserbewohnenden Stammart führen zu der Folgerung, daß die Besiedlung des Süßwassers während der Existenz des Superkontinents Pangaea erfolgt sein muß, bevor dieser zerfallen ist (Abb. 12). Das bedeutet, die ersten süßwasserbewohnenden Flußkrebsvorfahren gab es spätestens zur Zeit der Trias, vor ca. 225 bis 190 Millionen Jahren. Eine derartige Schlußfolgerung ist ohne

Abb. 11:
Einwanderung in das Süßwasser. Die doppelt gestrichelte Linie repräsentiert den Übergang vom Meer ins Süßwasser. A) Zeigt ein Beispiel der zahlreichen Möglichkeiten eines mehrfachen Vordringens ins Süßwasser innerhalb der Flußkrebse. B) Darstellung der Hypothese, daß bereits in der Ahnenlinie der rezenten Flußkrebse das Süßwasser erobert wurde (siehe Text) (nach Scholtz 1995a).



Fossilien möglich, allein auf Grund der oben aufgeführten Ergebnisse und Voraussetzungen. Im Falle der Flußkrebse liegen jedoch einige Fossilfunde aus der Trias vor, die diese Hypothese bestätigen. In Süßwassersedimenten wurden sowohl Gangsysteme als auch Tierreste gefunden, die ziemlich eindeutig Flußkrebsen zugeordnet werden können (HASIOTIS & MITCHELL 1993).

Interessanterweise wurden derartige Funde inzwischen auch in der Antarktis getätigt, was recht gut in das Bild einer Süßwasserbesiedlung während der Trias paßt (HASIOTIS 1998). Mit dem Zerfall von Pangaea während der Jurazeit (vor ca. 190 bis 135 Millionen Jahren) entstanden und evolvierten die beiden ranghöchsten Schwestergruppen der Flußkrebse – die Astacoidea im nördlichen Kontinent Laurasia und die Parastacoidea im südlichen Kontinent Gondwana (Abb. 12). Die heutige Verbreitung dieser beiden Taxa ist also durch Erdgeschichte und Kontinentaldrift gut erklärbar.

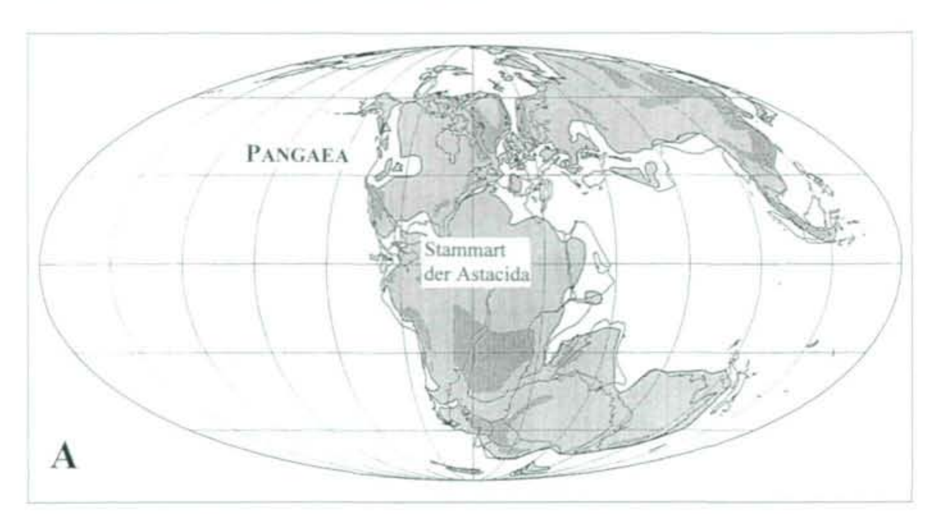
Offene Fragen – das Fehlen von Flußkrebsen in großen Regionen, in denen sie eigentlich vorkommen könnten und die seltsamen Verbreitungsmuster von Cambaridae und „Astacidae"

Einige Fragen der Flußkrebszoogeographie sind zur Zeit noch unbeantwortet. Wie erklärt es sich, daß Flußkrebse auf dem indischen Subkontinent und auf dem afrikanischen Festland völlig fehlen, während sie auf Madagaskar vorkommen? Verschiedene Autoren (z. B. ORTMANN 1897; BANARESCU 1990) vertreten die Hypothese, daß in Afrika und Indien die Flußkrebse durch Süßwasserkrabben verdrängt wurden. Dagegen spricht, daß es Regionen gibt, wie Mittelamerika, Australien, Neu Guinea und Madagaskar, in denen Flußkrebse und Süßwasserkrabben zusammen vorkommen. Eine andere Möglichkeit wäre, daß Flußkrebse noch gar nicht in die entsprechenden Regionen vorgedrungen waren, bevor Gondwana in die heutigen Kontinente zerfallen ist (SCHOLTZ 1995a). Zur Bestätigung einer dieser Annahmen sind jedoch noch weitere Informationen notwendig.

Ein weiteres offenes Problem stellt die disjunkte Verbreitung der Cambaridae dar. Sie verteilen sich auf die Mitte und den Osten Nordamerikas, Mittelamerika und auf Ostasien. Dabei scheinen die asiatischen Arten der Gattung *Cambaroides* die Schwestergruppe der amerikanischen Cambaridenvertreter zu sein. Ähnlich verhält es sich mit der Verbreitung der "Astacidae". Neben den europäischen Arten gibt es einige Vertreter in Nordamerika, westlich der Rocky Mountains.

Jede Erklärung dieser Verbreitungsmusters ist im Moment sehr spekulativ, da nicht klar ist, ob die Gattung *Cambaroides* monophyletisch ist und da für die "Astacidae" insgesamt eine phylogenetische Analyse noch aussteht.

Wie aber in diesem Artikel gezeigt wird, ist eine phylogenetisch-systematische Rekonstruktion die Voraussetzung für die sinnvolle Diskussion der Evolution und der historischen Zoogeographie von Tiergruppen.



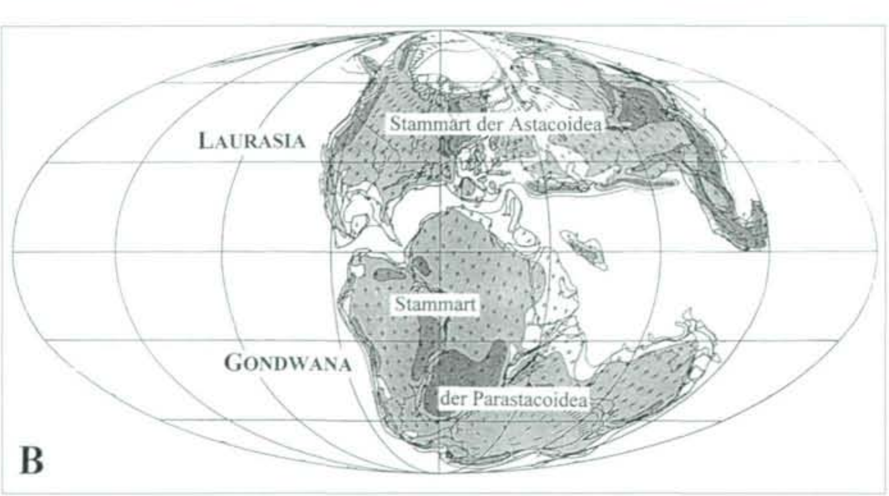


Abb. 12: Paläogeographie und die Evolution der Flußkrebse. A) Die paläogeographische Situation zur Zeit des Überganges von der Trias zur Jurazeit. Der Superkontinent Pangaea existiert noch. Er vereinigt alle heutigen Kontinente in sich. Höchstwahrscheinlich besiedelte zu dieser Zeit die Stammart aller rezenten Flußkrebse (Astacida) bereits das Süßwasser. B) Die paläogeographischen Gegebenheiten zur späten Jurazeit. Pangaea ist in den nördlichen Kontinent Laurasia und den Südkontinent Gondwana zerfallen. Diese Trennung bedingt die Artaufspaltung, die zur Entstehung der beiden großen Schwestergruppen innerhalb der Flußkrebse führt. Laurasia beheimatet die Stammart der Astacoidea (Cambaridae und „Astacidae"), auf Gondwana lebt die Stammart der Parastacoidea (Parastacidae). (A nach ZIEGLER et al. 1983, B nach SMITH et al. 1994).

Literatur

ALBRECHT H. (1982): Das System der europäischen Flußkrebse (Decapoda, Astacidae): Vorschlag und Begründung. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. **79**: 187-210.

BANARESCU P. (1990): Zoogeography of fresh waters, Vol. 1. — Aula-Verl., Wiesbaden.

BOTT R. (1950): Die Flußkrebse Europas (Decapoda, Astacidae). — Abh. Senckenberg Ges. Nat. Forsch. **483**: 1-36.

HASIOTIS S.T. (1998): HASIOTIS finds crayfish burrows in Antarctica. — IAA Newsletter **20**: 5.

HASIOTIS S.T. & C.E. MITCHELL (1993): A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. — Ichnos **2**: 291-314.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverl., Berlin.

HOBBS H.H. Jr. (1974): Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea, Decapoda). — Smithson. Contrib. Zool. **164**: 1-32.

HUXLEY T.H. (1880): The crayfish: an introduction in the study of zoology. — Kegan Paul, Trench & Co., London.

ORTMANN A.E. (1897): Ueber „Bipolarität" in der Verbreitung mariner Tiere. — Zool. Jb. Syst. **9**: 571-595.

SCHOLTZ G. (1993): Teloblasts in decapod embryos: an embryonic character reveals the monophyletic origin of freshwater crayfishes (Crustacea, Decapoda). — Zool. Anz. **230**: 45-54.

SCHOLTZ G. (1995a): Ursprung und Evolution der Flußkrebse (Crustacea, Astacida). — Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N.F.) **34**: 93-115.

SCHOLTZ G. (1995b): The attachment of the young in the New Zealand freshwater crayfish *Paranephrops zealandicus* (WHITE, 1847) (Decapoda, Astacida, Parastacidae). — N.Z. Nat. Sci. **22**: 81-89.

SCHOLTZ G. & T. KAWAI (1998): The post-embryonic development of *Cambaroides japonicus* and its bearing on crayfish phylogenetics. Abstract: IAA **XII**: 66, Augsburg.

SKORIKOW A.S. & W.W. REDIKORZEW (1911): Über eine neue Drüse des Flußkrebses (*Potamobius astacus* [L.]). — Zool. Anz. **37**: 420-424.

SMITH A.G., D.G. SMITH & B.M. FUNNEL (1994): Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. - Cambridge Univ. Press.

STAROBOGATOV Y. I. (1995): Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (Crustacea Decapoda, Astacoidei). — Arthropoda Selecta **4**: 3-25.

ZIEGLER A.M., C.R. SCOTESE & S.F. BARRETT (1983): Mesozoic and Cenozoic paleogeographic maps. — In: BROSCHE & SUENDERMANN (Eds.): Tidal Friction and the Earth's Rotation II, Springer Verl., Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Gerhard SCHOLTZ
Humboldt-Universität zu Berlin
Institut für Biologie/Vergleichende Zoologie
Philippstr. 13
D-10115 Berlin
Deutschland